

TARTU ÜLIKOOL  
LOODUS- JA TÄPPISTEADUSTE VALDKOND  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT  
ZOOLOOGIA OSAKOND  
TERIOLOOGIA ÕPPETOOL

Eneli Simson

**HUNDIPOPULATSIOONID EUROOPA KESK-, IDA- JA PÕHJAOSAS:  
STRUKTUUR, SEOTUS NING PEAMISED OHUFAKTORID**

Bakalaureusetöö

Juhendaja:

PhD Urmas Saarma

Tartu 2017



## **Hundipopulatsioonid Euroopa kesk-, ida- ja põhjaosas: struktuur, seotus ning peamised ohufaktorid**

18. ja 20. sajandi vahel kütiti hunte massiliselt, mistõttu liik kadus mitmetest riikidest. Sellest hoolimata on hunt üks edukamaid suurkiskjaid Euroopas ning taastab oma endist asurkonda.

Paljud populatsioone mõjutavad protsessid ja nende mõju ulatus on veel teadmata., kuid üha arenevad geneetilised uurimismeetodid võimaldavad avastada uusi külgi tuttava kiskja elu kohta. Hundipopulatsioonide geneetiline struktuur on oodatust mitmekesisem ja samas ka ühtsem. Neid struktuure mõjutavaid tegureid püütakse rohkem tundma õppida, et paremini mõista hundipopulatsioonide toimimist ning seeläbi neid paremini kaitsa.

Hundid on kiskjate ja inimeste vahelise konflikti sümboliks, mistõttu tekib vana areaali taasasustamisel probleeme. Hirmust ajendatud suur jahisurve, elupaikade hävitamine ja hübriidiseerumine koertega on vaid osa probleemidest, millega hundid antropogeenses keskkonnas kokku puutuvad.

## **Wolf populations in central, eastern and northern Europe: structure, connectivity and main threats**

Between the 18th and 20th century wolves were eradicated from several countries due to hunting. Despite that, wolves are one of the most successful large carnivores in Europe and they are recolonizing their old habitat.

Many of the processes affecting populations and their effect are still unknown, but constantly developing genetic research methods enable to discover new aspects of a familiar predator. The genetic structure of wolf populations is more diverse and at the same time more unified than expected. We are trying to learn more about the factors that affect those structures, to better understand how wolf populations function and how to better defend them.

Wolves are the symbol of human-carnivore conflict, which is why recolonization causes problems. Fear-driven strong hunting pressure, habitat destruction and hybridization with dogs are just a part of the problems that wolves face in an anthropogenic environment.



# Sisukord

Infoleht .....	3
Sissejuhatus .....	6
1. Populatsioonide struktuur ja omavaheline seotus .....	8
1.1 Skandinaavia populatsioon .....	11
1.2 Karjala populatsioon.....	11
1.3 Balti populatsioon.....	12
1.3.1 Eesti.....	12
1.4 Kesk-Euroopa tasandiku populatsioon .....	13
1.5 Valgevene populatsioon.....	13
1.6 Ukraina populatsioon.....	14
2. Ohud .....	15
2.1 Koerad.....	15
2.2 Hübridiseerumine koertega .....	17
2.3 Elupaikade vähenemine ja saakloomade kättesaadavus .....	20
2.4 Üleküttimine.....	22
Kokkuvõte .....	25
Summary .....	27
Tänuavaldused .....	29
Kasutatud kirjandus .....	30

## Sissejuhatus

Hunt (*Canis lupus*) on suurim koerlaste sugukonda kuuluv metsik imetaja. Ta on sotsiaalne loom, kellel on tugevad karjasidemed. Tavaliselt koosneb kari ühest sigivast paarist ning nende käimasoleva aasta järglastest. Sotsiaalsus teeb hundid eriti haavatavaks tugevale jahisurvele, mis lõhub karja struktuure.

Hundid on olulised tippkiskjad, kel on suur mõju ka neid ümbritsevatele organismidele ning kogu ökosüsteemile. Liigiliselt mitmekesiste koosluste säilitamisel on suurte kiskjate olemasolu soosiv faktor (Sergio *et al.* 2008). Kui nende populatsioonides toimuvad suured ümberkorraldused, juhtub sama ka saakloomadega ning mõjutatud saab kogu toiduahel (Ripple *et al.* 2014). Seetõttu tuleks huntide ja ka teiste suurkiskjate populatsioonide käekäigule palju tähelepanu pöörata.

Populatsioonil läheb hästi, kui isendeid on piisvalt palju ja genofond on mitmekesine. Geenitriiv teiste populatsioonidega väldib sugulusristumist ning populatsiooni kohasuse vähenemist. Geneetiline mitmekesisus on eriti oluline muutuvates keskkonnaoludes. (Hindrikson *et al.* 2016)

Suurel osal Euroopa hundipopulatsioonidest on märke pudelikaelaefektist ja hiljutistest piirangutest geenisiirdele (Pilot *et al.* 2006). Erinevatest geneetilistest uuringutest on selgunud, et ka näiliselt pidevad ja seotud populatsioonid võivad olla osadeks jaotunud. Võimalik, et lisaks geograafilistele takistustele ja kaugusele tekitavad taolist peidetud jaotust ka ökoloogilised aspektid, nagu toiduvalik (Pilot *et al.* 2006, 2012; Randi 2011). Selliste tegurite uurimine on oluline, et mõista populatsioonide dünaamikat ning märgata murekohti looduskaitstes.

Hundid küll laiendavad oma areaali, ent sellest ei saa järeldada, et kõigil populatsioonidel läheb hästi. Põhiprobleem taasasustamisel on inbriidingu oht, kui populatsioon on veel väike ning kontakt asutajapopulatsiooniga pole hea (Liberg *et al.* 2005). Näiteks Skandinaavia populatsioonis on korduvalt mõõdetud väga madal heterosügootsus, kuid siiani on aeg-ajalt saabuval sisseträndajad Karjalast populatsiooni päästnud.

Probleeme esineb ka populatsioonides, kus geenisiire on pidev. Konflikt inimestega on suurim probleem huntide arvukusele (Hindrikson *et al.* 2016). Kõik põhilised ohud

hundipopulatsioonidele taanduvadki lõpuks inimõjule, olgu ohuks siis kõrge jahisurve, hübriidiseerumine koertega või elupaikade kadumine.

Oma töös kirjeldan, millises olukorras on hundipopulatsioonid Euroopa kesk-, ida- ja põhjaosas: mil määral nad ruumiliselt ja geneetiliselt seotud on, ning mis on praegusel hetkel suurimad ohud nende püsijäämisele.

## 1. Populatsioonide struktuur ja omavaheline seotus

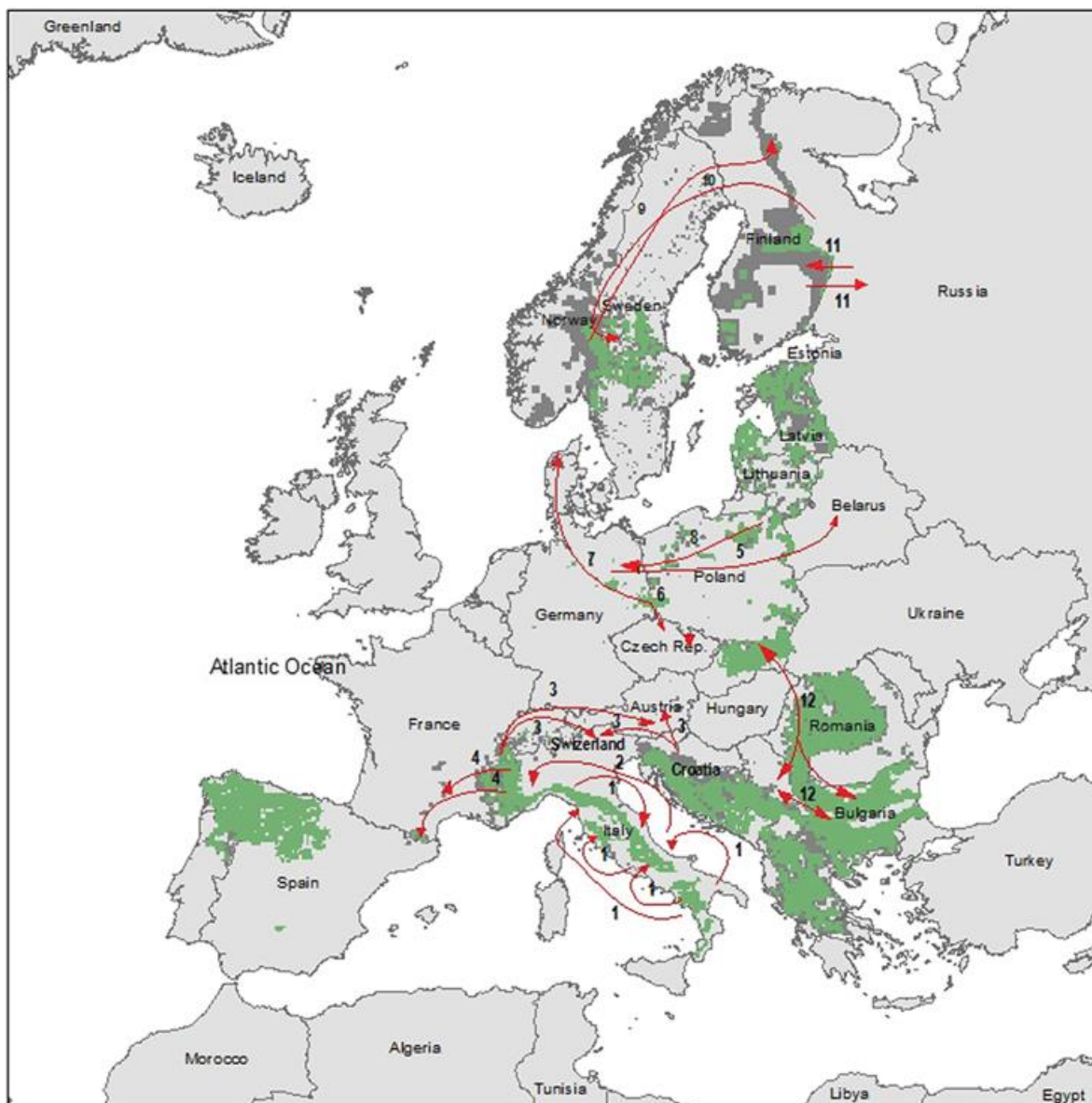
Euroopas on umbes 12 000 hunti. Suurkiskjatest on nad arvukuselt Euroopas teisel kohal, jäädes alla vaid karudele. Nad taluvad üsna hästi inimeste lähedust ja saavad hakkama ka tihedalt asustatud aladel. Seda illustreerib tõsiasi, et Euroopas on hunte poole rohkem kui Põhja-Ameerikas, kuigi siin on kaks korda vähem ruumi (vastavalt 4,3 mln km<sup>2</sup> ja 8 mln km<sup>2</sup>) ja rahvastikutihedus üle kahe korra suurem (97 inimest/km<sup>2</sup> ja 40 inimest/km<sup>2</sup>). (Chapron *et al.* 2014)

Kui varasemad mitokondriaalse DNA uuringud näitasid, et maailma tasemel pole huntide populatsioonid geneetiliselt struktureeritud (Vilà *et al.* 1999), siis uuemad analüüsid, mis põhinevad oluliselt pikematel mtDNA järjestustel, näitavad emaliinide jaotumist paljudesse eri kladidesse. Samas ei jaotu hundid kladidesse geograafiliste piirkondade kaupa. Nii ei moodusta Euroopa, Aasia ega Ameerika hundid monofüleetilisi rühmi, vaid paiknevad evolutsioonipuul läbisegi (Koblmüller *et al.* 2016). Teisalt näitavad tuumageenide uuringud populatsioonide struktureeritust isegi kohalikul tasandil, mis on tõenäoliselt põhjustatud hiljutistest piirangutest geenisiirdele (Pilot *et al.* 2006).

Euroopa hundid saab populatsioonideks jaotada erinevalt. Chapron *et al.* (2014) töid välja 10 populatsiooni: Skandinaavia, Karjala, Balti, Kesk-Euroopa tasandike, Karpaatide, Dinaari-Balkani, Itaalia poolsaare, Alpide, Loode-Ibeeria ja Sierra-Morena. Stronen *et al.* (2013) lugesid aga üheks suureks populatsiooniks hundid, kelle levila ulatub Põhja-Soomest Ukraina põhjaosani ning lääne-ida suunal Saksamaast Venemaa lääneosani. Ilmselt on seda tehtud sellepärast et sellesse alasse jäävad populatsioonid on omavahel üsna heas ühenduses. Oma töös lähtun pigem esimesest jaotusest, kuna see võimaldab arusaadavamalt rääkida muidu väga suurest üksusest.

Massilise hävitamise tagajärjel on ühendused mitmete populatsioonide vahel katkenud või nõrgenenud (Hindrikson *et al.* 2016). Loode-Ibeeria ja Sierra-Morena populatsioonid on teistest täiesti eraldatud. Alpi populatsioonis on ühendus ja geenisiire nii Itaalia poolsaare kui ka Dinaari-Balkani isenditega. Põhja- ja Lõuna-Euroopa asurkondi ühendab Karpaatide populatsioon, mis on seotud nii Dinaari-Balkani, Ukraina kui Kesk-Euroopa populatsioonidega. Karpaadid on ka üheks tähtsamaks pelgupaigaks huntidele ning seal on suur populatsioon, mis on kogu ulatuses pidev (Gula *et al.* 2009).





Joonis 1. Huntide jaotus ja geenisiirde suunad Euroopas. Rohelisega märgitud huntide alalised populatsioonid, tumehalliga juhuslikud esinemised. Nooled tähistavad kinnitatud hajumist populatsioonide vahel ja sees. Joonis võetud Hindrikson *et al.* (2016) tööst, mis omakorda modifitseeritud Chapron *et al.* (2014) tööst.

Hoolimata geograafilisest lähedusest, on mikrosatelliitide ja mtDNA uuringutega näidatud, et Karpaatide hundid on nii Dinaari-Balkani kui Kesk-Euroopa tasandike huntidest geneetiliselt erinevad (Pilot *et al.* 2006; Czarnomska *et al.* 2013). Põhja pool paikneb Kesk-Euroopa tasandiku populatsioon, mis on küll seotud Balti populatsiooniga, kust tulid esimesed asutajad, kuid siiski on nad geneetiliselt eristunud (Pilot *et al.* 2006). Balti populatsiooni kaudu on ülejäänud Euroopal ühendus Valgevene ja Venemaa

populatsioonidega, mis on head allikad geneetilise mitmekesisuse tekkeks. Karjala populatsioon on nõrgalt seotud Skandinaavia populatsiooniga ning üha vähem on ka geenisiiret Venemaalt (Jansson *et al.* 2012).

Uuringud mikrosatelliitidega näitavad, et Euroopa tasandil ilmneb populatsioonide vahel üsna tugev eristumine, mis on tingitud kunagisest huntide massilisest hävitamisest. Sellest tulenevalt katkesid ühendused asurkondade vahel, ning geenisiire kadus (Hindrikson *et al.* 2016). Geograafiliselt üksteisest eraldatud üksuste vahel on geneetiline diferentseerumine üsna loogiline, kuid märgatavaid erinevusi on leitud ka lähedaste ja ruumiliselt seotud populatsioonide, nagu Balti (Eesti, Läti, Leedu ja Kirde-Poola) ja Kesk-Euroopa tasandiku populatsiooni (Poola ja Saksamaa) vahel, kuigi pole otseseid nähtavaid füüsilisi takistusi, mis levikut oluliselt piiraks (Pilot *et al.* 2006).

(Pilot *et al.* 2006) pakkusid välja, et lisaks distantsele ning geograafilistele ja inimtekkelistele tõketele võib noorloomade hajumist ja geenide levimist muude ökoloogiliste faktorite seas piirata ka toiduvalik. Kuna kutsikad õpivad oma vanematelt, saab nende peamiseks saakloomaks tõenäoliselt sama liik, mida nad on harjunud ja õppinud püüdma. Vastavalt oma meelistoidule valivad nad lahkudes uue territooriumi ega pruugi kokku sattuda huntidega, kes peavad jahti peamiselt teistele saakloomadele ja eelistavad seetõttu teistsugust maastikutüüpi. Hilisemates uuringutes on sama hüpoteesi ka kinnitatud, kui näidati tugevat seost geneetilise kauguse ja toiduvaliku vahel (Pilot *et al.* 2012).

Kogu Euroopat vaadates ilmnes, et heterosügootsuse näitajad on oluliselt kõrgemad kirdeosas ja madalamad edelas, alleelide mitmekesisus on igal pool üpris ühtlane. Euroopas on tugev kirdesuunaline heterosügootsuse gradient, mis on arvatavasti tingitud Euroopa kirdeosas paiknevate populatsioonide heast ühendatusest Venemaa huntidega. Põhja- ja Kesk-Euroopas on suurimad heterosügootsuse väärtused Eestis ja Lätis, väikseimad Poolas ja Saksamaal, kuid sellest hoolimata ei näidanud uuringud viimastes tugevat inbriidingut. (Hindrikson *et al.* 2016)

## 1.1 Skandinaavia populatsioon

Skandinaavia populatsioon on jaotunud Kesk-Rootsi ja Kagu-Norra vahel, koosneb umbes 460 isendist, kes on jagunenud 49 peregruppi, kellest suurem osa (umbes 90%) paikneb Rootsis (Hindrikson *et al.* 2016). 1960. aastatel hävitati sealne asurkond täielikult, kuid 1980. aastatel taasasustasid üksikud hundid Karjalast selle ala ning panid aluse uuele populatsioonile (P. Wabakken *et al.* 2001; Vilà, Sundqvist, *et al.* 2003). Skandinaavia huntidel on suur oht inbriidingule ning aastatel 1983–2002 sündinud huntidel mõõdeti väga madalad näitajad (Liberg *et al.* 2005), kuid piisas ühest uuest Karjala sisserändajast, et populatsioon geneetilisest mandumisest mõneks ajaks päästa (Vilà, Sundqvist *et al.* 2003). Sarnane positiivne efekt ilmnis taas, kui 2008. ja 2013. aasta vahel rändas idast sisse neli hunti (Åkesson *et al.* 2016). Seega ühendus Karjala populatsiooniga on küll olemas, kuid see pole pidev.

## 1.2 Karjala populatsioon

Karjala populatsioon jaguneb Soome ja Venemaa vahel ning on koduks 220–245 hundile (Soome Loodusvarade Instituut 2015). Nagu mujalgi Euroopas, hävitati ka Karjalas hunte ning alleelisageduste jaotuses on siiani tugevad märgid pudelikaelaefektist (Jansson *et al.* 2014). Geneetiliste protsesside ja struktuuri uurimiseks on kasutatud mikrosatelliite (Aspi *et al.* 2006, 2009; Jansson *et al.* 2012).

Soomes hakkas huntide arvukus 1990. aastate keskel tõusma, kui seadusega neid rohkem kaitsma hakati (Bisi *et al.* 2007; Kojola *et al.* 2014). Aastate 1996 ja 2006 vahel kasvas karjade arv neljast 25ni (Kojola *et al.* 2014), kuid pärast 2006. aastat hakkas arvukus taas langema ning kuna geenitriiv Venemaa osast oli väike (Aspi *et al.* 2006, 2009), sageses sugulusristumine ning vähenes geneetiline mitmekesisus (Jansson *et al.* 2012).

2000. aastate alguses asustati Soome lääneosas ala, kus üle 100 aasta polnud hunte olnud (Kojola *et al.* 2006). Seal on aga inimasustus palju tihedam ning maastik rohkem fragmenteerunud nii talude kui ka teede tõttu, mis võib viia huntide ja inimeste vaheliste konfliktideni (Kojola *et al.* 2016).

### 1.3 Balti populatsioon

Balti populatsioon on kodus 900–1400 hundile ning jaotub Eesti, Läti, Leedu ja Kirde-Poola vahel, olles ühenduses nii Venemaa ja Valgevene ning kaudselt ka Ukraina populatsioonidega (Hindrikson *et al.* 2016). 1960. –1970. aastatel kütiti populatsioon peaaegu olematuks (Jędrzejewski *et al.* 2005; Baltrunaite *et al.* 2013). Aastate 1966 ja 1970 vahel hinnati näiteks Eesti ja Läti huntide arvukust vastavalt üheksa ja 13 isendini (Hindrikson *et al.* 2013). Märke pudelikaelaefektist leidub nii Eestis, Lätis (Hindrikson *et al.* 2013; Plumer *et al.* 2016) kui ka nendega piirneval Venemaal (Sastre *et al.* 2011). Tänu heale geenitriivile riikide vahel, mida toetavad sisserändajad Venemaalt, Valgevenest ja Ukrainast, on populatsioon praeguseks hästi taastunud ning heterosügootsusnäitajad on paljude teiste Euroopa populatsioonidega võrreldes kõrged (Jędrzejewski *et al.* 2005; Baltrunaite *et al.* 2013; Czarnomska *et al.* 2013; Hindrikson *et al.* 2013), kuigi jahisurve on tugev (Jędrzejewski *et al.* 2005; Hindrikson *et al.* 2013).

#### 1.3.1 Eesti

Hoolimata väiksest pindalast, on ka siin märgata populatsioonide geneetilist struktureeritust. Uuring mikrosatelliitidega näitas, et Eestis saab eristada nelja geneetiliselt erinevat gruppi, millest üks jääb põhiliselt Saaremaale ja Hiiumaale ning ülejäänud kolm Mandri-Eestisse. Kesk-Eestis on ala, kus eri grupid segunevad. Saartel ja Edela-Eestis on vähem heterosügootsust ja erinevaid allelele ning Kesk-Eesti põhjaosas on need näitajad keskmisest märgatavalt kõrgemad.

Saared taasasustati alles aastate 2010 ja 2011 külmadel talvedel, kui jää võimaldas väiksel hulgal huntidel mere ületada. Kuna uute isendite ja seega ka geenide juurdepääs on piiratud, on loogiline järeldada, et saartel ei esine suurt geneetilist mitmekesisust. Edela-Eestis Soomaa rahvuspargis ja sellega piirnevatel aladel on juba üle kümne aasta jaht huntidele keelatud. Tänu sellele on sealne populatsioon püsinud väga stabiilne. Põhja-Eesti keskosas eri geneetilised grupid kattusid ning selle peamine põhjus on tõenäoliselt kvaliteetne elupaik ja tugev jahisurve. Nii palju kui jahimehed hunte maha lasevad, tuleb neid sinna ka juurde ning karjad on pidevas muutuses. (Plumer *et al.* 2016)

## 1.4 Kesk-Euroopa tasandiku populatsioon

Kesk-Euroopa tasandike populatsioon paikneb põhiliselt Saksamaal ja Poolas (Hindrikson *et al.* 2016), kuid viimastel aastatel on üksikuid isendeid märgatud ka Taanis (Andersen *et al.* 2015), Hollandis ja Tšehhis (Gravendeel *et al.* 2013). Nende riikide vahel jagunevad 300–400 looma, kes hõivavad umbes 24 000 km<sup>2</sup> suuruse ala. Populatsioon sai alguse 1990. aastate lõpus (Andersen *et al.* 2015), kui väike salk hunte Kirde-Poolast (Czarnomska *et al.* 2013) asustas ala Saksamaa ja Poola piiril. Kuigi Balti ja Kesk-Euroopa populatsioonid on omavahel ühendatud ning geenisiire on tõestatud, on nad siiski geneetiliselt lahknunud ning esineb tugev asutaja efekt (Czarnomska *et al.* 2013; Andersen *et al.* 2015).

## 1.5 Valgevene populatsioon

Valgevene ühendab peaaegu kõigi Ida-, Põhja- ja Kesk-Euroopa populatsioonide, kuna on otseses ühenduses Balti riikide, Poola, Ukraina ja Venemaaga. Lisaks pole suuri märgatavaid geograafilisi takistusi, mis segaks huntide levimist, küll aga võib leiduda peidetud ökoloogilisi tõkkeid (Pilot *et al.* 2006; Randi 2011).

Valgevene on koduks umbes 1500 hundile, kes väljaspool looduskaitsealasid on tugeva jahisurve all (Sidorovich *et al.* 2007). Hunt on jahiuluk, keda on lubatud küttida aasta ringi, kevaditi otsitakse pesakohti, kus enamasti on alla kuu vanused kutsikad. Iga tapetud looma eest makstakse jahimeestele tasu (Sidorovich *et al.* 2007). Stronen *et al.* (2013) uurisid Euroopa hundipopulatsioonide geneetilist struktureeritust, kasutades SNP-sid (ingl. k. *single nucleotide polymorphisms*), ning leidsid, et Valgevene hundid on geneetiliselt mitmekesisemad, kui esialgu oodati. Kaks Põhja- ja Kesk-Euroopa enim erinevat genotüüpi olid just Valgevene põhja- ja lääneosas. Tõenäoline põhjendus võib olla, et kõrge jahisurve võib soodustada kaugete sisserändajate tulekut, kes on geneetiliselt väga mitmekesised. Põhjuste täpsemaks väljaselgitamiseks tuleb uuringuid jätkata ning eriti lisada proove ida poolt (Stronen *et al.* 2013).

## 1.6 Ukraina populatsioon

Ukrainas on umbes 2000 hundist koosnev stabiilne, kuid kaitseta populatsioon, mis üldiselt jaotatakse kaheks: piirkond Lääne-Ukrainas Karpaatide mäestikus ja teine riigi ida- ja lõunaosa steppides. Peale selle leidub hunte ka Põhja-Ukrainas, kus nad saavad kokku Valgevene populatsiooniga. Sinna jääb ka Tšernobõli keelutsoon, kus pärast inimeste lahkumist on loomapopulatsioonid kasvanud suuremaks kui enne katastroofi ning huntide arvukus on suisa seitse korda suurem (Deryabina *et al.* 2015). Väga vähe uuringuid on, mis näitavad, milline mõju on Ukraina huntidel naaberpopulatsioonidele ning kuidas mõjub sealsele asurkonnale jahisurve ja hübriidiseerumine (Hindrikson *et al.* 2016). Uuringud SNP-dega näitasid, et Karpaatide hundid on Ukraina steppide huntidega sarnasemad kui Kesk-Euroopa populatsiooniga, kuigi Ukraina stepid on geograafiliselt palju kaugemal kui näiteks Põhja-Poola, mis paikneb Kesk-Euroopa populatsiooni piirkonnas (Stronen *et al.* 2013).

Euroopa hundipopulatsioonid on nii geograafiliste kui ökoloogiliste teguritega väiksemateks osadeks jaotatud ning siiani märkamatud erinevused on tänu järjest arenevatele geneetilistele meetoditele nüüd nähtavaks saanud (Pilot *et al.* 2006; Randi 2011). Populatsioonide seisukord on võrdlemisi hea, kuna asurkond pigem laieneb, ent kõikjal on veel märke eelmise sajandi massilisest hävitamisest ning ka praegu on jahisurve paljudes piirkondades kõrge (Hindrikson *et al.* 2016). Tuleb veel uurida, mis tekitab erisusi populatsioonide vahel ja millest tuleneb geneetiline struktureeritus. On teada, et hunt on hea levimisvõimega (Wabakken *et al.* 2007; Andersen *et al.* 2015), kuid liigi efektiivseks kaitsmiseks on oluline ka mõista, kuidas ta levib.

## 2. Ohud

Huntidel pole looduslikke vaenlasi, peale nende enda liigikaaslaste ja inimeste. Kui liigisisene kisklus populatsioone ei ohusta, siis üha kasvava inimkonnaga kaasneb ka järjest suurem surve huntidele. Enim on huntide arvukust mõjutanud jahipidamine, mille tõttu hävisid paljud Euroopa hundipopulatsioonid ning mitmed läbisid väga tugeva demograafilise pudelikaela (Chapron *et al.* 2014; Hindrikson *et al.* 2016). Kaasaegseid populatsioone mõjutavad enim jahipidamine (sh. salaküttimine), mis võib hundid ohtu seada eelkõige seal, kus tekib konflikt inimesega, näiteks kariloomade murdmise tõttu. Samuti ohustab hunte järjest enam elupaikade ja saakloomade arvukuse vähenemine ning hübriidiseerumine koertega.

### 2.1 Koerad

Inimeste hirmud on tihti seotud nende koduloomadega. On palju näiteid sellest, et hundid on tapnud koeri, kuid koerad ise võivad huntidele palju suuremaks ohuks olla.

Koer on populaarsemaid koduloomi, keda leidub 27% Euroopa majapidamistest. Arvukus Euroopas on hinnanguliselt 74 miljonit (Hughes ja Macdonald 2013). Inimesega koos on koertel ligipääs paljudesse ökosüsteemidesse (Gompper 2014; Hughes ja Macdonald 2013; Young *et al.* 2011), kuid nende mõjuga pole tihti arvestatud ning seda on ka väga vähe uuritud (Hughes ja Macdonald 2013; Lescureux ja Linnell 2014; Ritchie *et al.* 2014). Hulkuvad koerad võistlevad saagi ja korjuste pärast metsikute kiskjatega ning mõnikord ka tapavad nad (Butler ja du Toit 2002; Vanak ja Gompper 2009; Vanak *et al.* 2014). Koerad võivad olla patogeenide kandjad ja levitada haigusi, näiteks koerte parvoviirus, marutaud ja koerte katk, mis võivad olla ohtlikud nii metsloomadele kui ka inimestele (Knobel *et al.* 2014).

Hulkuvad koerad, olgu nad siis täiesti omanikuta või lihtsalt ketist lahti, kes maapiirkondades ringi käivad, on suur oht nii mets- kui kariloomadele ning seetõttu ka huntidele. Hulkuvad koerad ohustavad kohalikku faunat ja eriti imetajaid (Hughes ja Macdonald 2013; Ritchie *et al.* 2014; Vanak ja Gompper 2009; Young *et al.* 2011).

Seepärast võivad koerad osutada olulisteks tippkiskjateks kohtades, kus looduslikke suuri kiskjaid on väga vähe või puuduvad nad sootuks (Ritchie *et al.* 2014).

Hulkuvad koerad peavad muuhulgas jahti ka kariloomadele. Uuringuid kariloomade rünnakute kohta on vähe, kuid see on peamine põhjus, miks inimeste pahameel on suunatud huntide vastu. Kuna koduloomi murravad ka koerad ja teised kiskjad, tuleks kasutada geneetilisi meetodeid, et tuvastada tegelik süüdlane ning määrata huntide osa. Pärast teadet koerlase rünnakust lammastele Rootsis võtsid teadlased lammastelt hammustuskohtadest süljeproove, et kindlaks teha, kas tegu oli hundiga. Analüüsides selgus, et kõik proovid pärinesid ühelt koeralt. (Sundqvist *et al.* 2008) Vastavalt sellele saab teha otsuseid kaitsemeetmeteks. Kuni puudub adekvaatne info rünnakute kohta, pole võimalik välja töötada strateegiat nende vähendamiseks. Alati pole aga võimalik DNA-proove võtta ning puhtalt loomale tekitatud vigastuste põhjal on keeruline kindlaks teha, kas tegu oli hundi või koeraga, ning enamasti tuleb süüd kanda huntidel. Seetõttu on Euroopas laialt levinud ebaseaduslik huntide tapmine, mis ohustab suuresti nende arvukust (Randi 2011).

Hulkuvate koerte arv on seotud nii huntide kui ka saakloomade arvukusega. Piirkondades, kus hunte pole, on koeri see-eest rohkem ning mida rohkem leidub saaki, seda rohkem on ka koeri. Kuni 1997. aastani pidid jahimehed Poolas jahipiirkondades hulkuvad koerad ja kassid maha laskma, kuid uus loomakaitseseadus lubas seda vaid erandjuhtudel ning 2013. aastal jõustunud seadus lubab seda vaid juhul, kui on otsene oht inimestele või metsloomadele. (Wierzbowska *et al.* 2016)

Jahisurve huntidele on üsna kõrge ning seda eelkõige inimeste ja kariloomade kaitsmiseks. Samas on omad huvid ka jahimeestel, kes ütlevad, et hundid vähendavad oluliselt teiste jahiulukite arvukust, nagu metskits (*Capreolus capreolus*) või metssiga (*Sus scrofa*). See väide on aga kaheldava väärtusega, kuna Poolas läbi viidud uuringus selgus, et hulkuvad koerad tapavad oluliselt rohkem metssigu ja -kitsi kui hundid. Aastatel 2006–2011 mürdsid koerad aastas keskmiselt 7979 metskitse ja 1076 metssiga, samal ajal kui hundid tapsid vaid 1305 metskitse ja 392 metssiga. Punahirvi (*Cervus elaphus*) jahtisid hundid küll rohkem kui koerad, vastavalt 537 ja 283, kuid koerte panus oli ikkagi väga suur. Seega väide, nagu mõjuks hundid oma saakloomade üldisele arvukusele laastavalt, ei ole kuidagi õigustatud. (Wierzbowska *et al.* 2016)



Kuna koeri leidub kõikjal hundi levila piires ning nende arvukus ületab hundi oma kordades, on üsna tõenäoline, et nad omavahel rohkemal või vähemal määral kokku puutuvad (Hughes ja Macdonald 2013). Lisaks kaudsematele häiringule saavad koerad hunte negatiivselt mõjutada ka siis, kui ise otseses konfliktis kaotajaks jäävad. Just koerte murdmise tõttu on näiteks Skandinaavia maapiirkondades tõusnud vastumeelsus huntide ja nende populatsioonide kaitse suhtes (Skogen ja Kränge 2003; Bisi *et al.* 2007; Sjolander-Lindqvist 2009). On oluline, et koerte mõju looduslikele kooslustele uuritaks rohkem.

## 2.2 Hübridiseerumine koertega

Euroopas on palju vabalt ringi liikuvaid koeri, kes ohustavad vähenevat hundipopulatsiooni, kuna on suur tõenäosus hübridiseerumiseks ehk kahe erinevasse taksonisse kuuluva isendi ristumiseks (Randi 2008; Rhymer ja Simberloff 1996). Hübridiseerumine ei toimu vaid huntide ja koerte vahel: vähemalt 6% Euroopa imetajaliikidest esineb mingil määral hübridisatsiooni (Mallet 2005). Kõigil perekonda koer (*Canis*) kuuluvatel koerlastel on sama palju kromosome (78) ning nad on võimelised omavahel elujõulisi järglasi saama (Vilà ja Wayne 1999).

Hübridiseerumine koerte ja huntide vahel on sooliselt asümmeetriline. See tähendab, et enamasti toimub see emase hundi ja isase koera vahel (Randi *et al.* 2000; Andersone *et al.* 2002; Verardi *et al.* 2006; Vilà, Walker, *et al.* 2003; Godinho *et al.* 2011; Randi 2008), kuid see pole absoluutne reegel. Esimene emase koera ja isase hundi vaheline hübridiseerumine Euroopas avastati Lätist, kui hübriididel tuvastati koera mtDNA (Hindrikson *et al.* 2012). Tulemust kinnitas ka Y kromosoomi ja autosomaalsete mikrosatelliitide uurimine. Asümmeetrilise hübridiseerumise põhjused pole päris selged, kuid on mitmeid tõenäolisi tegureid, mis sellesse panustada võivad. Esiteks murravad hundid vahel koeri ning enamasti teevad seda isased hundid (Andersone *et al.* 2002), kes on emastest suuremad ja võib-olla ka agressiivsemad. Seetõttu võivad koerad neid vältida ning paaritumist ei toimu. Teiseks, isased hundid on paaritumisvõimelised vaid lühikese aja jooksul talvel, kuid isased koerad on valmis aasta läbi ning saavad seetõttu viljastada emase hundi, kes liigikaaslasest paarilist ei leidnud (Vilà ja Wayne 1999). Tõenäosus, et emase koera jooksuaeg langeb kokku isase hundi valmisolekuga, on pigem väike.

Hundi-koera hübriidiseerumist juhtub kõige sagedamini asurkonna äärealadel ning piirkondades, kus inimõju on tugev ning huntide suremus selle tõttu kõrge (Andersone *et al.* 2002; Vilà, Walker, *et al.* 2003; Godinho *et al.* 2011; Hindrikson *et al.* 2012; Leonard *et al.* 2014). Riski suurendab ka tugev jahisurve, kuna see lõhub karja sotsiaalseid struktuure (Jędrzejewski *et al.* 2005). Eriti ohtlikult võib see populatsioone mõjutada introgressiooni (tagasiristumise) puhul, mil alakohased geenid pääsevad populatsiooni (Leonard *et al.* 2014).

Iga populatsiooni ja liigi genofond on tekkinud tuhandete või miljonite aastate jooksul, kohastudes kindlatele keskkonnaoludele. Kui äkitselt jõuab populatsiooni palju genee võõrast liigist või populatsioonist, kes on teistsugustele tingimustele kohastunud, langeb nimetatud populatsiooni kohasus. Kuigi võõrastel geenidel lasub tugev negatiivne valik, võivad need väikestes populatsioonides geenitriivi tõttu siiski kõrge sageduseni jõuda või isegi kinnistuda. Alakohased geenid võivad pikas perspektiivis liigi säilimise kahtluse alla seada ning sagedase hübriidiseerumise ja introgressiooni tingimustes võib kaduda liigi geneetiline terviklikkus. (Leonard *et al.* 2014)

On leitud, et mitmed käitumuslikud eripärad on pärilikud, ning kuna hübriidid pärivad geenid nii hundilt kui koeralt, on nende käitumine tihti ettearvamatu (Leonard *et al.* 2014). Mõned neist käitumismustritest loovad olukorra, kus hübriidne isend ei sobitu hundipopulatsiooni. Näiteks võtavad isased hundid osa järglaste üleskasvatamisest ja loovad pikaajalised paarisuhted, kuid isased koerad seda ei tee. Kui hübriidne loom käitub pigem koera moodi, jääb ta huntide hulgas tõrjutuks, mis välistab tema geenide jõudmise populatsiooni (Vilà ja Wayne 1999). Seega on käitumine huntide kui sotsiaalsete loomade seas väga oluline tegur.

Hübriidide ettearvamatu käitumise hulka kuuluvad omadused, nagu taltsutamatus, hirmu puudumine, antisotsiaalne käitumine ja agressiivsus nii loomade kui inimeste suhtes, isegi juhul, kui hübriid on nendega koos kasvanud. Hübriidid on nii mets- kui kariloomadele suuremaks ohuks kui tavalised koerad, kuna neil on tugevam jahiinstinkt. Mõnel juhul on nad rünnanud valveta jäetud lapsi, mille tagajärjel viimased on hukkunud. (Leonard *et al.* 2014)

Huntide ja koerte hübriidiseerumist soodustavaid tegureid on mitmeid (Randi 2008; Vilà ja Wayne 1999). Enamasti on hübriidiseerumisjuhtumid dokumenteeritud olukorras, mil hundipopulatsioon on väike, kui hajuvad noorloomad ei leia sobivat partnerit või kui hundid on oma populatsiooni äärealadel. Neid juhtumeid saaks vähendada, kui metsikute koerlaste populatsioonil lastakse kasvada piisavalt suureks, et see oleks geneetiliselt ja demograafiliselt jätkusuutlik (Wayne ja Brown 2017; Gottelli *et al.* 2013).

Lisaks mainitule tõstab hübriidisatsiooni sagedust ka inimtegevus, nagu maastiku ümberkujundamine ning huntide jahtimine, mis tõstab nende suremust ja tõenäoliselt häirib populatsiooni sotsiaalseid struktuure (Hailer ja Leonard 2008; Koblmüller *et al.* 2009; Rutledge *et al.* 2010; Stronen *et al.* 2012; vonHoldt *et al.* 2011). Eriti oluline tegur on see väikeste, eraldatud või äärealadel asuvate populatsioonide puhul, mis on niigi hübriidisatsioonile avatumad (Andersone *et al.* 2002).

Pärast hübriidide tuvastamist on tavaline, et neid isendeid püütakse eemaldada, vältimaks nende negatiivset mõju ülejäänud populatsioonile. Suur osa uuringutest aga näitab, et võib-olla pole selleks põhjust, kuna enamasti ei suuda nad niikuinii piisavalt edukalt läbi lüüa, et karja sobitada ja järglasi anda (Vilà ja Wayne 1999). Püüdes hübriide eemaldada, tekitatakse kogu populatsioonile jahisurve ja sotsiaalsete struktuuride häiring, mis võivad aga hübriidiseerumise tõenäosust veelgi tõsta ja mõju kaotamise asemel seda hoopis võimendada. Tõhusam ja odavam on lasta populatsioonil kasvada ning stabiliseeruda, et see suudaks ise hübriidide mõju vähendada. (Leonard *et al.* 2014)

Hübriidisatsiooniriski aitaks piirata koerte ja huntide kontakti vähendamine (Randi 2008). Selleks tuleks kontrolli alla saada vabalt liikuvate koerte populatsioonid ja lasta vähearvukatel hundipopulatsioonidel kasvada suuremaks, et need funktsioneeriksid normaalselt. Pikaajalise koerte arvukuse langetajana on väga edukalt toiminud steriliseerimine (Young *et al.* 2011). Aitaks ka see, kui koeraomanikud ei laseks oma loomi vabalt liikuma, eriti ajal, mil hundid kaaslast otsivad.

Hübriidisatsioon ja introgressioon on üldiselt negatiivsed sündmused, kuid mõnikord võib neist ka kasu olla. Nad võivad olla geneetilise muutlikkuse allikaks, soodustada mitmekesisustumist ja aidata kaasa liigitekkele, tuues sisse kohasust suurendavaid allele (Cadieu *et al.* 2009; Grant ja Grant 2008; Larsen *et al.* 2010; Pardo-Diaz *et al.* 2012). Kui

populatsioonid on suured, annavad hübriidisatsioon ja järgnev introgressioon alust looduslikule valikule. Nii on tõenäoliselt juhtunud Põhja-Ameerikas, kus nii huntide kui koiottide (*Canis latrans*) genofondi on jõudnud geen, mis teeb nende karva oluliselt tumedamaks, kui huntidel või koiottidel tavaliselt esineb (Anderson *et al.* 2009). Kõne all olev mutatsioon tekkis koertel ilmselt juba mitu tuhat aastat tagasi ning jõudis hübriidiseerumise teel metsikutesse populatsioonidesse millalgi enne 15. sajandit. Mutatsiooni kõrge esinemissagedus mõnes populatsioonis viitab mutatsiooni suhtes positiivsele valikule. Koertele omased geenid, mis esialgu kaasa tulid, on kadunud. Väikestes populatsioonides sellist olukorda suure tõenäosusega ei tekiks. (Leonard *et al.* 2014)

Euroopa kesk-, ida- ja põhjaosas on hübriidiseerumine tuvastatud Eestis, Lätis, Poolas (Andersone *et al.* 2002; Hindrikson *et al.* 2012; Stronen *et al.* 2013), aga üllatuslikult Leedus mitte (Baltrunaite *et al.* 2013). Samuti on tõendeid Soomest ja Norrast (Vilà, Walker, *et al.* 2003). Tõenäoliselt on hübriidiseerumist toimunud mujalgi, kuid seda pole dokumenteeritud. Laieneva Skandinaavia ja Kesk-Euroopa tasandiku populatsiooni puhul võib eeldada, et uutele aladele jõudes tuleb ette kokkupuuteid koertega, kuna hunte võib paarilise leidmiseks olla liiga vähe (Andersone *et al.* 2002; Vilà, Walker, *et al.* 2003; Godinho *et al.* 2011; Hindrikson *et al.* 2012; Leonard *et al.* 2014). Samuti mõjutab suurt osa populatsioonidest kõrge jahisurve, mis häirib sotsiaalseid struktuure. Kuna jahihooaeg langeb paljudes riikides kokku huntide jooksuajaga, võivad paarilisest ilma jäänud hundid otsida partnerit koerte hulgast (Hindrikson *et al.* 2012). Vaja on üleeuroopalisi uuringuid, et hinnata, mil määral on hübriidiseerumine ja introgressioon hundipopulatsioone mõjutanud ning kuidas seda paremini vältida.

### **2.3 Elupaikade vähenemine ja saakloomade kättesaadavus**

Inimkond kasvab pidevalt ning aeglustumist pole märgata. Mida rohkem on inimesi, seda rohkem ressursse kulub ning seda rohkem maad tuleb kasutada nende vajaduste katmiseks. Hunte leidis varasemalt üle kogu mandri, kuid praeguseks on alles vaid killustunud populatsioonid, millest suurem osa on õnneks hakanud tasapisi taastuma (Hindrikson *et al.* 2016; Randi 2011). Selline olukord on küll põhiliselt tingitud massilisest sihilikust

hävitisest, kuid taastumist aeglustab oluliselt sobivate elupaikade puudumine või maastiku liigne mosaiiksus.

Hundid püüavad oma territooriumi valides vältida nii inimesi kui nende loodud struktuure, näiteks teid ja elamuid (Karlsson *et al.* 2007; Kaartinen *et al.* 2015), kuid elades tihedalt asustatud või killustatud aladel, on inimeste lähedusse sattumine peaaegu vältimatu. Sobilike elupaikade jätkuv fragmenteerumine intensiivse metsamajandamise ning karja- ja põllumaade rajamise tõttu on populatsioonidele suur oht. Lisaks mängib rolli infrastruktuuri arendamine, nagu uute kiirteede või näiteks Rail Balticu rajamine. Eesti populatsiooni seisukorda võib oluliselt halvendada ka Eesti-Vene piiri tarastamine, mis takistab loomade liikumist ja geenisiiret Venemaa suure populatsiooniga (Hindrikson *et al.* 2016). Aimar Kõss, Eesti esindaja piiriläbirääkimistes, kinnitas Maalehe intervjuus (Internet 1), et loomade vabaks liikumiseks jäävad tarasse teatud kohad, mis on paika pandud koostöös Keskkonnaameti ja kohalike jahimeestega. Lisaks saavad hundid talvel üle Peipsi järve jää.

Hunt on väga kohanemisvõimeline liik. Põhja-Euroopas on asustustihedus suhteliselt madal (Chapron *et al.* 2014) ning hundid saavad ümberkujundatud metsades üsna hästi hakkama. Näiteks Soomes on enamik hunte õppinud liikumise hõlbustamiseks kasutama laudteid ja vältima asfaltteid (Gurarie *et al.* 2011). Kuigi hundid kasutavad inimese loodud teid, teevad nad seda pigem öösiti, et vähendada konfliktiohtu (Benson *et al.* 2015).

Mida suurema ala inimesed hõivavad, seda sagedamini esineb metsloomadega vastuolusid ja kokkupuuteid. Kui pole enam suurt metsa, kus leiduks piisavalt saakloomi, siis suundub näljane hunt suurema tõenäosusega lambakarja poole. Harjumuspärane elupaigatüüp ja saakloomade kooslus võivad mõjutada huntide jahistrateegiat ja noorloomade territooriumi valikut hajumisel (Randi 2011).

Saakloomade arvukus võib kõikuda ka inimesest sõltumata. Kui metskitsede populatsioon on pärast 2010. ja 2011. aasta külmasid talvesid jälle kasvama hakanud, siis metssigu jääb järjest vähemaks. Eesti Jahimeeste Seltsi andmeil jäi 2016. aastal üheksas Eesti maakonnas küttimismaht täitmata, kuna sigade Aafrika katk oli juba arvukuse väga madalaks viinud. Seakatk põhjustab probleeme kogu Balti populatsiooni ulatuses, lisaks Venemaal ja Valgevenes.

Osa hunte võib liikuda majade ligi lootuses aedades elavaid koeri murda. Seetõttu on hundi taasastustatud aladel hakatud koeri ööseks tuppa laskma või on neile ehitatud kaitsvad aedikud, mis on tavaline komme piirkondades, kus hundid on pidevalt elanud (Bisi *et al.* 2007; Kojola *et al.* 2016). Kui selline käitumine oleks laialdasemalt levinud, juhtuks koertega õnnetusi ilmselt vähem. Sama võib ilmselt öelda ka kariloomade kaitseks. Piirkondades, kus looduslikke saakloomi on küllaga, on rünnakud kariloomadele harvad, eriti juhul, kui loomi ei lasta niisama vabalt ringi liikuma. See on tavaline teguviis näiteks Valgevenes (Sidorovich *et al.* 2017).

## 2.4 Üleküttimine

Liigne küttimine, nii seaduslik kui ebaseaduslik, on probleem üle kogu Euroopa. Peamine põhjus on negatiivne suhtumine huntidesse, mis tuleneb nii kariloomade tapmisest kui hirmust koerte ja inimeste ohutuse pärast. Isegi ohtlikud nakkushaigused, nagu marutõbi, pole huntide arvukusele nii laastavalt mõjunud, kui negatiivsest hoiakust tingitud jahisurve, mistõttu paljud populatsioonid hävitati täielikult (Hindrikson *et al.* 2016). Aladel, kus pikka aega pole suurkiskjaid olnud, on tugev vastumeelsus nende tagasituleku suhtes, kuna nendega ei osata enam arvestada (Chapron *et al.* 2014; Kojola *et al.* 2016). On hakatud protesteerima seaduste vastu, mis on inimeste arvates liialt looduskaitsele suunatud ega arvesta piisavalt elanike vajadustega (Skogen *et al.* 2008). Ka salaküttimine on laialt levinud. Norra maapiirkondades isegi soositakse taolist isetegevust (Gangaas *et al.* 2013), see aga takistab Skandinaavia populatsiooni taastumist (Liberg *et al.* 2012).

Üks olulisemaid põhjuseid jahilubade väljastamiseks on huntide liikumine majade lähiümbruses. Kui hunt valib omaale territooriumi peamiselt antropogeensel maastikul, on oht jahimeeste ohvriks langeda suurem, kuna tõenäosus sattuda elamute ligidusse kasvab suurema asustustiheduse korral (Kojola *et al.* 2016). Hirm huntide ees on suur, kui mitte alati põhjendatud, kuna hundid pigem väldivad inimeste lähedust (Karlsson *et al.* 2007; Kaartinen *et al.* 2015). Kojola *et al.* (2016) on näidanud, et suurem tõenäosus majade ligidal mõnd hunti kohata on öösel, kuna nad on pigem öise eluviisiga loomad. Samuti on tõenäolisem mõne isendiga kokku põrgata suvel, kui noored hundid on hõivanud uue territooriumi ja alles õpivad seda tundma. Talveks on neil kogemusi juba piisavalt, et

täiskasvanutega erinevusi ei esineks. Huntide öine eluviis võib olla ka kohastumus inimestega koos elamiseks, kuna viimased on aktiivsed päeval. Suurem öine aktiivsus aitab inimasustuste piiril elavatel huntidel kasutada inimeste läheduses paiknevaid ressursse vabamalt ning samal ajal vähendada võimalike konfliktide tõenäosust (Hebblewhite ja Merrill 2008).

Kuna hunt on väga sotsiaalne liik, võivad jahipidamine ja teised inimestest tingitud ohutegurid põhjustada muutusi liigi genofondis (Allendorf *et al.* 2008; Creel ja Rotella 2010). Olulisim tagajärg on geenisiirde piiramine, mille tulemusel võib tekkida tugev geenitriiv ja inbriiding, mis populatsiooni kohasuse alla viivad. Inbriidingut tuleb suurema tõenäosusega ette väikestes populatsioonides. Selle tõttu võib arvukus veelgi kahaneda ning lõpuks võib nimetatud üksus üldse välja surra (Liberg *et al.* 2005). Ühenduste kadu nii populatsioonide sees kui vahel on oluline tegur, mis süvendab probleemi ning seda on eriti keeruline parandada piirkondades, kus jahisurve on juba pikka aega kõrge olnud (Jansson *et al.* 2014; Chapron ja Treves 2016; Plumer *et al.* 2016).

Hundijahil võivad olla ootamatud negatiivsed tagajärjed, nagu ökosüsteemide tasakaalust välja minek, rohkem rünnakuid kariloomadele ja sagenenud salaküttimine (Wielgus ja Peebles 2014; Chapron ja Treves 2016; Poudyal *et al.* 2016). Kuna hunt on väga sotsiaalne loom, mõjutavad igasugused häiringud teda üsna tugevalt ning tema tippkiskja staatus tähendab muudatusi ka teistele loomarühmadele.

Üleküttimine, vähene sallivus ja konfliktid kariloomade pärast on peaaegu kõikide hundipopulatsioonide ühised ohuallikad, mis on tõenäoliselt põhjustatud üldisest teadmatusest, aga ka sügavalt sisse juurdunud hirmust hundirünnakute ees (Hindrikson *et al.* 2016). Möödunud sajandil hävitati suur osa huntidest ning kui praeguste populatsioonide eest hoolt ei kanta, võivad ka need aja möödudes hääbuda. Kui populatsioonidel ei lasta kasvada piisavalt suureks, ei õnnestu huntidel kanda oma tippkiskja rolli, mis aitaks hoida ökoloogilist tasakaalu (Estes *et al.* 2011; Ordiz *et al.* 2013). Samuti tuleks rangemalt kontrollida hulkuvate koerte hulka ning informeerida inimesi nende vabalt liikuma lastud loomade võimalikust mõjust (Hughes ja Macdonald 2013; Ritchie *et al.* 2014; Vanak ja Gompper 2009; Young *et al.* 2011).

Tabel 1. Ohud erinevatele hundipopulatsioonidele. +, oluline oht populatsioonile; –, oht pole oluline; +/-, oht populatsioonis paiguti oluline. (Hindrikson *et al.* 2016)

	Balti	Kesk-Euroopa tasandik	Skandinaavia	Karjala
Üleküttimine (sh salaküttimine)	+	+	+	+/-
Vähene sallivus	+	+/-	+	+
Elupaikade hävimine	+/-	+	–	–
Inbriiding	+/-	+/-	+	+/-
Konfliktid kariloomade pärast	+	+	+	+
Koertega hübriidiseerumine	+/-	+/-	–	–



## Kokkuvõte

Hundid on väga kohanemisvõimelised kiskjad, kes tulevad toime ka antropogeenses keskkonnas. Tippkiskjatena on neil oluline roll ökoloogilise tasakaalu säilitamisel. Hundid jaotuvad mitmetesse geneetilistesse kladidesse, kuid mitte geograafiliste piirkondade kaupa. Geneetiline struktureeritus esineb isegi kohalikul tasandil.

Paljud populatsioonid on hakanud taastuma möödunud sajandil toimunud hävitamisest ning hundid on tagasi siirdunud aladele, kus neid juba mitu põlvkonda olnud pole, nagu Saksamaal, Skandinaavias, Lääne-Soomes või Saaremaal. See aga loob konflikte inimestega, kes peavad jälle huntidega harjuma hakkama.

Hundid tekitavad inimestes hirmu, olgu siis kartus iseenda või koduloomade pärast. Vastumeelsus huntide suhtes kariloomade murdmise pärast on laialt levinud, kuid sama laialt on levinud ka hulkuvad koerad, kes tihti ise kahju tekitavad ning süü huntide kanda jätavad. Negatiivsest suhtumisest tulenev suur jahisurve mõjub huntidele raskelt, eriti kuna neil on keerulised karjasidemed. Tugeva karja puudumisel võivad hundid rohkem rünnata kariloomi. See aga õhutab viha huntide vastu veelgi ning tekib nn. surnud ring. Kui hundipopulatsioonidel ei lasta rahulikult kasvada piisavalt suureks, ei saa hundid täita oma rolli tippkiskjana.

Häiringud pere struktuurides võivad viia hübriidiseerumiseni koertega. Eriti tihti juhtub seda olukorras, kus hunte on liiga vähe, et populatsioon saaks normaalselt toimida, ja hulkuvaid koeri palju. Sündinud hübriidid on tihti agressiivsed ning inimese suhtes kartmatud. Kui hübriidiseerumisele järgneb introgressioon, võib see hundipopulatsiooni kohasuse alla viia, kuna populatsiooni genofondi saastavad alakohased geenid. Lisaks võib hübriidiseerumine jahisurvet veelgi suurendada, kui püütakse hübriide populatsioonist eemaldada.

Huntidele sobivaid elupaiku jääb järjest vähemaks ning sobivad killustatakse. See viib taaskord kokkupõrgeteni inimestega. Samuti väheneb metsade mahavõtmisega saakloomade arvukus, mistõttu on rünnakud kariloomadele tõenäolisemad. Maastiku killustatus segab ka vaba geenisiiret, mis on ülioluline, et vältida populatsioonide geneetilist mandumist.

Olenemata asukohast, on hundipopulatsioonide probleemid üldjoontes samad. Tõstes inimeste teadlikkust nende loomade olulisusest võib olukord paraneda. Piirates hulkuvate koerte arvu, väheneb ilmselt oht hübriidisatsiooniks. Populatsioonidel tuleks lasta rahun kasvada, et need oleks stabiilsed ja geneetiliselt jätkusuutlikud.

## Summary

Wolves are highly adaptable predators who can cope with anthropogenic environment. As apex predators they play an important role in keeping the ecological balance. Wolves are divided into several genetic clades that are not in accordance with geographical regions. There is genetic structuring even on local level.

Many populations have started to recover from the eradication that took place in 20th century and wolves have recolonised areas where they have been absent for generations, like Germany, Scandinavia, western Finland or Saaremaa. This creates conflicts with people who have to start getting used to wolves again.

Wolves induce fear among people, whether it be for themselves or their domestic animals. Reluctance towards wolves due to livestock depredation is wide-spread, but the same can be said about free-ranging dogs, who often cause damage but leave the guilt to wolves. Strong hunting pressure induced from negative attitude is hard on wolves especially because of their complicated social structure. Without a strong pack wolves may attack livestock more frequently. This will incite even more hatred against wolves and create an endless loop. If wolf populations are not allowed to grow in peace until they get big enough then they cannot play their role as apex predators.

Disturbances in family structures may lead to hybridisation with domestic dogs. This happens more often if there are not enough wolves for the population to function normally and free-ranging dogs are abundant. Hybrids that are born are often more aggressive and fearless towards people. When hybridisation is followed by introgression then it can reduce the fitness of the wolf population, because maladapted genes are contaminating the gene pool. Furthermore, hybridisation can increase hunting pressure, when people try to remove hybrids from the population.

There are less and less suitable habitats for wolves and the ones that are suitable are more and more fragmented. This again can lead to a collision with humans. With deforestation numbers of prey animals go down as well, which increases the probability on attacks on livestock. Landscape fragmentation also interrupts free gene flow, which is very important to keep populations from deteriorating.

Regardless of location, problems of wolf populations are generally the same. By raising people's awareness of the importance of these animals the situation might improve. By limiting the number of free-ranging dogs, the risk of hybridisation will probably reduce. Populations should be allowed to grow in peace in order to achieve stability and genetic sustainability.

## **Tänuavaldused**

Tänan oma juhendajat Urmas Saarmat kannatlikkuse ja vastutulelikkuse eest, ilma milleta see töö poleks valminud.

Samuti tänan oma perekonda ja sõpru innustavate sõnade ja hea nõu eest.

## Kasutatud kirjandus

- Åkesson, M., O. Liberg, H. Sand, P. Wabakken, S. Bensch, ja Ø. Flagstad. 2016. „Genetic Rescue in a Severely Inbred Wolf Population“. *Molecular Ecology* 25 (19): 4745–56. doi:10.1111/mec.13797.
- Allendorf, F. W., P. R. England, G. Luikart, P. A. Ritchie, ja N. Ryman. 2008. „Genetic effects of harvest on wild animal populations“. *Trends in Ecology & Evolution* 23 (6): 327–37. doi:10.1016/j.tree.2008.02.008.
- Andersen, L. W., V. Harms, R. Caniglia, S. D. Czarnomska, E. Fabbri, B. Jędrzejewska, G. Kluth, *et al.* 2015. „Long-Distance Dispersal of a Wolf, *Canis Lupus*, in Northwestern Europe“. *Mammal Research* 60 (2): 163–68. doi:10.1007/s13364-015-0220-6.
- Anderson, T. M., B. M. vonHoldt, S. I. Candille, M. Musiani, C. Greco, D. R. Stahler, D. W. Smith, *et al.* 2009. „Molecular and Evolutionary History of Melanism in North American Gray Wolves“. *Science (New York, N.Y.)* 323 (5919): 1339–43. doi:10.1126/science.1165448.
- Andersone, Ž., V. Lucchini, J. Ozoliņš, ja E. Randi. 2002. „Hybridisation between wolves and dogs in Latvia as documented using mitochondrial and microsatellite DNA markers“. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 67 (2): 79–90. doi:10.1078/1616-5047-00012.
- Aspi, J., E. Roininen, J. Kiiskilae, M. Ruokonen, I. Kojola, L. Bljudnik, P. Danilov, S. Heikkinen, ja E. Pulliainen. 2009. „Genetic Structure of the Northwestern Russian Wolf Populations and Gene Flow between Russia and Finland“. *Conservation Genetics* 10 (4): 815–26. doi:10.1007/s10592-008-9642-x.
- Aspi, J., E. Roininen, M. Ruokonen, I. Kojola, ja C. Vila. 2006. „Genetic Diversity, Population Structure, Effective Population Size and Demographic History of the Finnish Wolf Population“. *Molecular Ecology* 15 (6): 1561–76. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.02877.x.
- Baltrunaite, L., L. Balciauskas, ja M. Åkesson. 2013. „The Genetic Structure of the Lithuanian Wolf Population“. *Central European Journal of Biology* 8 (5): 440–47. doi:10.2478/s11535-013-0154-9.
- Benson, J.F., P. J. Mahoney, ja B. R. Patterson. 2015. „Spatiotemporal Variation in Selection of Roads Influences Mortality Risk for Canids in an Unprotected Landscape“. *Oikos* 124 (12): 1664–73. doi:10.1111/oik.01883.
- Bisi, J., S. Kurki, M. Svensberg, ja T. Liukkonen. 2007. „Human Dimensions of Wolf (*Canis Lupus*) Conflicts in Finland“. *European Journal of Wildlife Research* 53 (4): 304–14. doi:10.1007/s10344-007-0092-4.
- Butler, J. R. A., ja J. T. du Toit. 2002. „Diet of Free-Ranging Domestic Dogs (*Canis Familiaris*) in Rural Zimbabwe: Implications for Wild Scavengers on the Periphery of Wildlife Reserves“. *Animal Conservation* 5 (1): 29–37. doi:10.1017/S136794300200104X.
- Cadiou, E., M. W. Neff, P. Quignon, K. Walsh, K. Chase, H. G. Parker, B. M. VonHoldt, *et al.* 2009. „Coat Variation in the Domestic Dog Is Governed by Variants in Three Genes“. *Science (New York, N.Y.)* 326 (5949): 150–53. doi:10.1126/science.1177808.
- Chapron, G., P. Kaczensky, J. D. C. Linnell, M. von Arx, D. Huber, H. Andrén, J. V. López-Bao, *et al.* 2014. „Recovery of Large Carnivores in Europe’s Modern

- Human-Dominated Landscapes“. *Science* 346 (6216): 1517–19.  
doi:10.1126/science.1257553.
- Chapron, G., ja A. Treves. 2016. „Blood Does Not Buy Goodwill: Allowing Culling Increases Poaching of a Large Carnivore“. *Proc. R. Soc. B* 283 (1830): 20152939.  
doi:10.1098/rspb.2015.2939.
- Creel, S., ja J. J. Rotella. 2010. „Meta-Analysis of Relationships between Human Offtake, Total Mortality and Population Dynamics of Gray Wolves (*Canis lupus*)“. *PLOS ONE* 5 (9): e12918. doi:10.1371/journal.pone.0012918.
- Czarnomska, S. D., B. Jędrzejewska, T. Borowik, M. Niedziałkowska, A. V. Stronen, S. Nowak, R. W. Mysłajek, *et al.* 2013. „Concordant Mitochondrial and Microsatellite DNA Structuring between Polish Lowland and Carpathian Mountain Wolves“. *Conservation Genetics* 14 (3): 573–88. doi:10.1007/s10592-013-0446-2.
- Deryabina, T. G., S. V. Kuchmel, L. L. Nagorskaya, T. G. Hinton, J. C. Beasley, A. Lerebours, ja J. T. Smith. 2015. „Long-term census data reveal abundant wildlife populations at Chernobyl“. *Current Biology* 25 (19): R824–26.  
doi:10.1016/j.cub.2015.08.017.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, *et al.* 2011. „Trophic Downgrading of Planet Earth“. *Science* 333 (6040): 301–6. doi:10.1126/science.1205106.
- Gangaas, K. E., B. P. Kaltenborn, ja H. P. Andreassen. 2013. „Geo-Spatial Aspects of Acceptance of Illegal Hunting of Large Carnivores in Scandinavia“. *PLOS ONE* 8 (7): e68849. doi:10.1371/journal.pone.0068849.
- Godinho, R., L. Llaneza, J. C. Blanco, S. Lopes, F. Álvares, E. J. García, V. Palacios, Y. Cortés, J. Talegón, ja N. Ferrand. 2011. „Genetic Evidence for Multiple Events of Hybridization between Wolves and Domestic Dogs in the Iberian Peninsula“. *Molecular Ecology* 20 (24): 5154–66. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05345.x.
- Gompper, M.E. 2014. „The dog-human-wildlife interface: assessing the scope of the problem“. *Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation*, 9–54.
- Gottelli, D., C. Sillero-Zubiri, J. Marino, S. M. Funk, ja J. Wang. 2013. „Genetic Structure and Patterns of Gene Flow among Populations of the Endangered Ethiopian Wolf“. *Animal Conservation* 16 (2): 234–47. doi:10.1111/j.1469-1795.2012.00591.x.
- Grant, B. R., ja P. R. Grant. 2008. „Fission and Fusion of Darwin’s Finches Populations“. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 363 (1505): 2821–29. doi:10.1098/rstb.2008.0051.
- Gravendeel, B., G. A. de Groot, M. Kik, K. Beentjes, H. Bergman, R. Caniglia, H. Cremers, *et al.* 2013. „The First Wolf Found in the Netherlands in 150 Years Was the Victim of a Wildlife Crime“. *Lutra* 56 (2): 93–109.
- Gula, R., R. Hausknecht, ja R. Kuehn. 2009. „Evidence of Wolf Dispersal in Anthropogenic Habitats of the Polish Carpathian Mountains“. *Biodiversity and Conservation* 18 (8): 2173–84. doi:10.1007/s10531-009-9581-y.
- Gurarie, E., J. Suutarinen, I. Kojola, ja O. Ovaskainen. 2011. „Summer Movements, Predation and Habitat Use of Wolves in Human Modified Boreal Forests“. *Oecologia* 165 (4): 891–903. doi:10.1007/s00442-010-1883-y.
- Hailer, F., ja J. A. Leonard. 2008. „Hybridization among Three Native North American *Canis* Species in a Region of Natural Sympatry“. *PLOS ONE* 3 (10): e3333.  
doi:10.1371/journal.pone.0003333.

- Hebblewhite, M., ja E. Merrill. 2008. „Modelling Wildlife-Human Relationships for Social Species with Mixed-Effects Resource Selection Models“. *Journal of Applied Ecology* 45 (3): 834–44. doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01466.x.
- Hindrikson, M., P. Männil, J. Ozolins, A. Krzywinski, ja U. Saarma. 2012. „Bucking the Trend in Wolf-Dog Hybridization: First Evidence from Europe of Hybridization between Female Dogs and Male Wolves“. *PLOS ONE* 7 (10): e46465. doi:10.1371/journal.pone.0046465.
- Hindrikson, M., J. Remm, P. Männil, J. Ozolins, E. Tammelaht, ja U. Saarma. 2013. „Spatial Genetic Analyses Reveal Cryptic Population Structure and Migration Patterns in a Continuously Harvested Grey Wolf (*Canis Lupus*) Population in North-Eastern Europe“. *PloS One* 8 (9): e75765. doi:10.1371/journal.pone.0075765.
- Hindrikson, M., J. Remm, M. Pilot, R. Godinho, A. V. Stronen, L. Baltrūnaitė, S. D. Czarnomska, *et al.* 2016. „Wolf Population Genetics in Europe: A Systematic Review, Meta-Analysis and Suggestions for Conservation and Management“. *Biological Reviews*, september, n/a-n/a. doi:10.1111/brv.12298.
- Hughes, J., ja D. W. Macdonald. 2013. „A review of the interactions between free-roaming domestic dogs and wildlife“. *Biological Conservation* 157 (jaanuar): 341–51. doi:10.1016/j.biocon.2012.07.005.
- Jansson, E., J. Harmoinen, M. Ruokonen, ja J. Aspi. 2014. „Living on the Edge: Reconstructing the Genetic History of the Finnish Wolf Population“. *BMC Evolutionary Biology* 14 (märts): 64. doi:10.1186/1471-2148-14-64.
- Jansson, E., M. Ruokonen, I. Kojola, ja J. Aspi. 2012. „Rise and Fall of a Wolf Population: Genetic Diversity and Structure during Recovery, Rapid Expansion and Drastic Decline“. *Molecular Ecology* 21 (21): 5178–93. doi:10.1111/mec.12010.
- Jędrzejewski, W., W. Branicki, C. Veit, I. MeDugorac, M. Pilot, A. N. Bunevich, B. Jędrzejewska, *et al.* 2005. „Genetic Diversity and Relatedness within Packs in an Intensely Hunted Population of wolves *Canis Lupus*“. *Acta Theriologica* 50 (1): 3–22. doi:10.1007/BF03192614.
- Kaartinen, S., H. Antikainen, ja I. Kojola. 2015. „Habitat Model for a Recolonizing Wolf (*Canis lupus*) Population in Finland“. *Annales Zoologici Fennici* 52 (1–2): 77–89. doi:10.5735/086.052.0207.
- Karlsson, J., H. Brøseth, H. Sand, ja H. Andrén. 2007. „Predicting Occurrence of Wolf Territories in Scandinavia“. *Journal of Zoology* 272 (3): 276–83. doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00267.x.
- Knobel, D.L., J.R.A. Butler, T. Lembo, R. Critchlow, ja M.E. Gompper. 2014. „Dogs, disease, and wildlife“. *Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation*, 144–69.
- Kobl Müller, S., M. Nord, R. K. Wayne, ja J. A. Leonard. 2009. „Origin and Status of the Great Lakes Wolf“. *Molecular Ecology* 18 (11): 2313–26. doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04176.x.
- Kobl Müller, S., C. Vilà, B. Lorente-Galdos, M. Dabad, O. Ramirez, T. Marques-Bonet, R. K. Wayne, ja J. A. Leonard. 2016. „Whole Mitochondrial Genomes Illuminate Ancient Intercontinental Dispersals of Grey Wolves (*Canis Lupus*)“. *Journal of Biogeography* 43 (9): 1728–38. doi:10.1111/jbi.12765.
- Kojola, I., J. Aspi, A. Hakala, S. Heikkinen, C. Ilmoni, ja S. Ronkainen. 2006. „Dispersal in an Expanding Wolf Population in Finland“. *Journal of Mammalogy* 87 (2): 281–86. doi:10.1644/05-MAMM-A-061R2.1.



- Kojola, I., V. Hallikainen, K. Mikkola, E. Gurarie, S. Heikkinen, S. Kaartinen, A. Nikula, ja V. Nivala. 2016. „Wolf visitations close to human residences in Finland: The role of age, residence density, and time of day“. *Biological Conservation* 198 (juuni): 9–14. doi:10.1016/j.biocon.2016.03.025.
- Kojola, I., P. Helle, S. Heikkinen, H. Lindén, A. Paasivaara, ja M. Wikman. 2014. „Tracks in snow and population size estimation: the wolf *Canis lupus* in Finland“. *Wildlife Biology* 20 (5): 279–84. doi:10.2981/wlb.00042.
- Larsen, P. A., M. R. Marchán-Rivadeneira, ja R. J. Baker. 2010. „Natural Hybridization Generates Mammalian Lineage with Species Characteristics“. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107 (25): 11447–52. doi:10.1073/pnas.1000133107.
- Leonard, J. A., J. Echegaray, E. Rand, ja C. Vilà. 2014. „Impact of hybridization with domestic dogs on the conservation of wild canids“. *Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation*, nr 2014: 170–84.
- Lescureux, N., ja J. D. C. Linnell. 2014. „Warring brothers: The complex interactions between wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*) in a conservation context“. *Biological Conservation* 171 (märts): 232–45. doi:10.1016/j.biocon.2014.01.032.
- Liberg, O., G. Chapron, P. Wabakken, H. C. Pedersen, N. T. Hobbs, ja H. Sand. 2012. „Shoot, Shovel and Shut up: Cryptic Poaching Slows Restoration of a Large Carnivore in Europe“. *Proceedings. Biological Sciences* 279 (1730): 910–15. doi:10.1098/rspb.2011.1275.
- Liberg, Olof, Henrik Andrén, Hans-Christian Pedersen, Håkan Sand, Douglas Sejberg, Petter Wabakken, Mikael Kesson, ja Staffan Bensch. 2005. „Severe Inbreeding Depression in a Wild Wolf (*Canis Lupus*) Population“. *Biology Letters* 1 (1): 17–20. doi:10.1098/rsbl.2004.0266.
- Mallet, J. 2005. „Hybridization as an Invasion of the Genome“. *Trends in Ecology & Evolution* 20 (5): 229–37. doi:10.1016/j.tree.2005.02.010.
- Ordiz, A., R. Bischof, ja J. E. Swenson. 2013. „Saving large carnivores, but losing the apex predator?“ *Biological Conservation* 168 (detsember): 128–33. doi:10.1016/j.biocon.2013.09.024.
- Pardo-Díaz, C., C. Salazar, S. Baxter, C. Merot, W. Figueiredo-Ready, M. Joron, W. O. McMillan, ja C. D. Jiggins. 2012. „Adaptive Introgression across Species Boundaries in *Heliconius* Butterflies“. *PLOS Genetics* 8 (6): e1002752. doi:10.1371/journal.pgen.1002752.
- Pilot, M., W. Jedrzejewski, W. Branicki, V. E. Sidorovich, B. Jedrzejewska, K. Stachura, ja S. M. Funk. 2006. „Ecological Factors Influence Population Genetic Structure of European Grey Wolves“. *Molecular Ecology* 15 (14): 4533–53. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03110.x.
- Pilot, M., W. Jedrzejewski, V. E. Sidorovich, W. Meier-Augenstein, ja A. R. Hoelzel. 2012. „Dietary Differentiation and the Evolution of Population Genetic Structure in a Highly Mobile Carnivore“. *Plos One* 7 (6): e39341. doi:10.1371/journal.pone.0039341.
- Plumer, L., M. Keis, J. Remm, M. Hindrikson, I. Jõgisalu, P. Männil, M. Kübarsepp, ja U. Saarma. 2016. „Wolves Recolonizing Islands: Genetic Consequences and Implications for Conservation and Management“. *PLOS ONE* 11 (7): e0158911. doi:10.1371/journal.pone.0158911.

- Poudyal, N., N. Baral, ja S. T. Asah. 2016. „Wolf Lethal Control and Livestock Depredations: Counter-Evidence from Respecified Models“. *PLOS ONE* 11 (2): e0148743. doi:10.1371/journal.pone.0148743.
- Randi, E. 2008. „Detecting Hybridization between Wild Species and Their Domesticated Relatives“. *Molecular Ecology* 17 (1): 285–93. doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03417.x.
- Randi, E. 2011. „Genetics and Conservation of Wolves *Canis Lupus* in Europe“. *Mammal Review* 41 (2): 99–111. doi:10.1111/j.1365-2907.2010.00176.x.
- Randi, E., V. Lucchini, M. F. Christensen, N. Mucci, S. M. Funk, G. Dolf, ja V. Loeschcke. 2000. „Mitochondrial DNA Variability in Italian and East European Wolves: Detecting the Consequences of Small Population Size and Hybridization“. *Conservation Biology* 14 (2): 464–73. doi:10.1046/j.1523-1739.2000.98280.x.
- Rhymer, J. M., ja D. Simberloff. 1996. „Extinction by Hybridization and Introgression“. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27 (1): 83–109. doi:10.1146/annurev.ecolsys.27.1.83.
- Ripple, William J., James A. Estes, Robert L. Beschta, Christopher C. Wilmers, Euan G. Ritchie, Mark Hebblewhite, Joel Berger, *et al.* 2014. „Status and Ecological Effects of the World’s Largest Carnivores“. *Science* 343 (6167): 1241484. doi:10.1126/science.1241484.
- Ritchie, E.G., C.R. Dickman, M. Letnic, ja A.T. Vanak. 2014. „Dogs as predators and trophic regulators“. *Free-ranging Dogs and Wildlife Conservation*, 55–68.
- Rutledge, L. Y., C. J. Garraway, K. M. Loveless, ja B. R. Patterson. 2010. „Genetic Differentiation of Eastern Wolves in Algonquin Park despite Bridging Gene Flow between Coyotes and Grey Wolves“. *Heredity* 105 (6): 520–31. doi:10.1038/hdy.2010.6.
- Sastre, N., C. Vilà, M. Salinas, V. V. Bologov, V. Urios, A. Sánchez, O. Francino, ja O. Ramírez. 2011. „Signatures of Demographic Bottlenecks in European Wolf Populations“. *Conservation Genetics* 12 (3): 701–12. doi:10.1007/s10592-010-0177-6.
- Sergio, Fabrizio, Tim Caro, Danielle Brown, Barbara Clucas, Jennifer Hunter, James Ketchum, Katherine McHugh, ja Fernando Hiraldo. 2008. „Top Predators as Conservation Tools: Ecological Rationale, Assumptions, and Efficacy“. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39 (1): 1–19. doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173545.
- Sidorovich, V. E., A. Schnitzler, C. Schnitzler, I. Rotenko, ja Y. Holikava. 2017. „Responses of wolf feeding habits after adverse climatic events in central-western Belarus“. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 83 (märts): 44–50. doi:10.1016/j.mambio.2016.11.012.
- Sidorovich, V. E., V.P. Stolyarov, N.N. Vorobei, N.V. Ivanova, ja B. Jędrzejewska. 2007. „Litter size, sex ratio, and age structure of gray wolves, *Canis lupus*, in relation to population fluctuations in northern Belarus“. *Canadian Journal of Zoology* 85 (2): 295–300. doi:10.1139/Z07-001.
- Sjolander-Lindqvist, A. 2009. „Social-Natural Landscape Reorganised: Swedish Forest-Edge Farmers and Wolf Recovery“. *Conservation and Society* 7 (2): 130. doi:10.4103/0972-4923.58644.
- Skogen, K., ja O. Krange. 2003. „A Wolf at the Gate: The Anti-Carnivore Alliance and the Symbolic Construction of Community“. *Sociologia Ruralis* 43 (3): 309–25.

- Skogen, K., I. Mauz, ja O. Krange. 2008. „Cry Wolf!: Narratives of Wolf Recovery in France and Norway“. *Rural Sociology* 73 (1): 105–33. doi:10.1526/003601108783575916.
- Stronen, A. V., B. Jędrzejewska, C. Pertoldi, D. Demontis, E. Randi, M. Niedziałkowska, M. Pilot, *et al.* 2013. „North-South Differentiation and a Region of High Diversity in European Wolves (*Canis lupus*)“. *PLOS ONE* 8 (10): e76454. doi:10.1371/journal.pone.0076454.
- Stronen, A. V., N. Tessier, H. Jolicoeur, P. C. Paquet, M. Hénault, M. Villemure, B. R. Patterson, T. Sallows, G. Goulet, ja F. J. Lapointe. 2012. „Canid Hybridization: Contemporary Evolution in Human-Modified Landscapes“. *Ecology and Evolution* 2 (9): 2128–40. doi:10.1002/ece3.335.
- Sundqvist, A. K., H. Ellegren, ja C. Vilà. 2008. „Wolf or Dog? Genetic Identification of Predators from Saliva Collected around Bite Wounds on Prey“. *Conservation Genetics* 9 (5): 1275–79. doi:10.1007/s10592-007-9454-4.
- Vanak, A.T., C.R. Dickman, E.A. Silva-Rodriguez, J.R.A. Butler, ja E.G. Ritchie. 2014. „Top-dogs and under-dogs: competition between dogs and sympatric carnivores“. *Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation*, 69–93.
- Vanak, A.T., ja M. E. Gompper. 2009. „Dogs *Canis Familiaris* as Carnivores: Their Role and Function in Intraguild Competition“. *Mammal Review* 39 (4): 265–83. doi:10.1111/j.1365-2907.2009.00148.x.
- Verardi, A., V. Lucchini, ja E. Randi. 2006. „Detecting Introgressive Hybridization between Free-Ranging Domestic Dogs and Wild Wolves (*Canis Lupus*) by Admixture Linkage Disequilibrium Analysis“. *Molecular Ecology* 15 (10): 2845–55. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.02995.x.
- Vilà, C., I. R. Amorim, J. A. Leonard, D. Posada, J. Castroviejo, F. Petrucci-Fonseca, K. A. Crandall, H. Ellegren, ja R. K. Wayne. 1999. „Mitochondrial DNA Phylogeography and Population History of the Grey Wolf *Canis Lupus*“. *Molecular Ecology* 8 (12): 2089–2103. doi:10.1046/j.1365-294x.1999.00825.x.
- Vilà, C., A. K. Sundqvist, O. Flagstad, J. Seddon, S. Bjørnerfeldt, I. Kojola, A. Casulli, H. Sand, P. Wabakken, ja H. Ellegren. 2003. „Rescue of a Severely Bottlenecked Wolf (*Canis Lupus*) Population by a Single Immigrant“. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 270 (1510): 91–97. doi:10.1098/rspb.2002.2184.
- Vilà, C., C. Walker, A.-K. Sundqvist, Ø Flagstad, Z. Andersone, A. Casulli, I. Kojola, H. Valdmann, J. Halverson, ja H. Ellegren. 2003. „Combined Use of Maternal, Paternal and Bi-Parental Genetic Markers for the Identification of Wolf–dog Hybrids“. *Heredity* 90 (1): 17–24. doi:10.1038/sj.hdy.6800175.
- Vilà, C., ja R. K. Wayne. 1999. „Hybridization between Wolves and Dogs“. *Conservation Biology* 13 (1): 195–98. doi:10.1046/j.1523-1739.1999.97425.x.
- vonHoldt, B. M., J. P. Pollinger, D. A. Earl, J. C. Knowles, A. R. Boyko, H. Parker, E. Geffen, *et al.* 2011. „A Genome-Wide Perspective on the Evolutionary History of Enigmatic Wolf-like Canids“. *Genome Research* 21 (8): 1294–1305. doi:10.1101/gr.116301.110.
- Wabakken, P., H. Sand, O. Liberg, ja A. Bjarvall. 2001. „The Recovery, Distribution, and Population Dynamics of Wolves on the Scandinavian Peninsula, 1978-1998“. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 79 (4): 710–25. doi:10.1139/cjz-79-4-710.

- Wabakken, Petter, Håkan Sand, Ilpo Kojola, Barbara Zimmermann, Jon M. Arnemo, Hans C. Pedersen, ja Olof Liberg. 2007. „Multistage, Long-Range Natal Dispersal by a Global Positioning System-Collared Scandinavian Wolf“. *The Journal of Wildlife Management* 71 (5): 1631–34. doi:10.2193/2006-222.
- Wayne, K. R., ja W Brown D. 2017. „Hybridization and Conservation of Carnivores“. *Cambridge University Press* 255, 145–162. Vaadatud mai 15.  
<https://www.ioes.ucla.edu/publication/hybridization-and-conservation-of-carnivores/>.
- Wielgus, R.B., ja K. A. Peebles. 2014. „Effects of Wolf Mortality on Livestock Depredations“. *PLOS ONE* 9 (12): e113505. doi:10.1371/journal.pone.0113505.
- Wierzbowska, I. A., M. Hędrzak, B. Popczyk, H. Okarma, ja K.R. Crooks. 2016. „Predation of wildlife by free-ranging domestic dogs in Polish hunting grounds and potential competition with the grey wolf“. *Biological Conservation* 201 (september): 1–9. doi:10.1016/j.biocon.2016.06.016.
- Young, J. K., K. A. Olson, R. P. Reading, S. Amgalanbaatar, ja J. Berger. 2011. „Is Wildlife Going to the Dogs? Impacts of Feral and Free-roaming Dogs on Wildlife Populations“. *BioScience* 61 (2): 125–32. doi:10.1525/bio.2011.61.2.7.

## Internetiallikad

1. President käis patrullkäigul Eesti–Vene piiril. *Paber ML*.  
<http://www.delfi.ee/a/78168518>. (20.05.2017)

**Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Eneli Simson,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose Hundipopulatsioonid Euroopa kesk-, ida-, ja põhjaosas: struktuur, seotus ning peamised ohufaktorid, mille juhendaja on Urmas Saarma,
  - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
  - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **22.05.2017**